

## APPORT DES DONNÉES SÉMINOLOGIQUES ET ONTOGÉNIQUES À LA RECHERCHE D'UN CLASSEMENT NATUREL DE QUELQUES ACACIAS AFRICAINS

J. VASSAL

La taxonomie des Acacias et plus précisément celle des Acacias africains est essentiellement basée sur l'exploitation des critères « classiques » tels que : inflorescences, fleurs, fruits, appareil végétatif.

BRENAN (F. T. E. A., 1959), utilise partiellement la morphologie de la graine dans les clés de détermination. La morphologie des jeunes Acacias est par contre totalement délaissée car largement ignorée. Notons seulement que GILBERT et BOUTIQUE (flore du Congo Belge et du Ruanda Urundi, 1952) précisent quelques caractères des jeunes *A. silvicola* GILB. & BOUT. et *A. kirkii* OLIV. Or les critères séminologiques et ontogéniques peuvent constituer de précieux auxiliaires dans les recherches taxonomiques. A notre sens ils témoignent des affinités profondes entre espèces ou groupes d'espèces et peuvent aider à établir des classements de valeur naturelle. Notre propos est donc de faire un essai de classement de quelques Acacias à partir de la morphologie des graines et des jeunes arbres en faisant appel, en outre, à différents autres critères pour préciser ou contrôler les résultats. Une telle tentative de synthèse, encore insuffisante en raison du faible nombre d'espèces traitées et la carence des connaissances dans certains domaines (anatomie, biochimie . . .), peut constituer néanmoins une étape vers une conception phylétique de la taxonomie des Acacias africains.

### ESPÈCES ÉTUDIÉES ET LEUR CLASSEMENT<sup>1</sup>.

Les espèces étudiées sont groupées dans le tableau 1 de façon à mettre en évidence les deux modes de classement fondamentaux généralement utilisés.

<sup>1</sup> Les références du matériel étudié sont précisées dans des notes antérieures (VASSAL 1967, 1969).

Les références d'*A. dolichocephala*, ne figurant pas dans ces articles, sont les suivantes :

Kenya, Kempa, N. de Kitale, coll. E. M. TWEEDIE, 7-1-1968, réf. Herb. sans N<sup>o</sup>, dét. E. M. TWEEDIE, plantules AC 617—AC 701.

AIGUILLONS (EPARS - INFRASTIPULAIRES) : VULGARES

*A. ataxacantha* D.C.  
*A. caaffra* (Thunb.) Willd.  
*A. galpinii* Burt Davy  
*A. Laeta* R. Br. ex Benth.  
*A. nigrescens* Oliv.  
*A. polyacantha* Willd.  
 ssp. *campylacantha* (Hochst. ex A. Rich.) Brenan  
*A. senegal* (L.) Willd.

*A. albida* Del.  
*A. dolichocephala* Harms  
*A. Lohai* Steud. & Hochst. ex Benth.  
*A. abyssinica* Hochst. ex Benth.  
 ssp. *calophylla* Brenan  
*A. drepanolobium* Harms ex Sjöstedt  
*A. farnesiana* (L.) Willd.  
*A. gerrardii* Benth.  
 var. *gerrardii* Brenan  
*A. giraffae* Burch.  
*A. hebeclada* D.C.  
*A. hookii* De Willd.  
*A. karroo* Hayne  
*A. kirkei* Oliv.  
 ssp. *kirkei* Brenan  
*A. Luederitzi* Engl.  
 var. *retinens* (Sim) Ross & Brenan

*A. brevispica* Harms  
 ssp. *brevispica* Brenan  
*A. brevispica* Harms  
 ssp. *dregeana* (Benth.) Brenan  
*A. kamerunensis* Gandoger

*A. macrothyrsa* Harms

*A. nilotica* (L.) Willd. ex Del.  
 ssp. *adstringens* (Schumach. & Thonn.) Roberty  
*A. nilotica* (L.) Willd. ex Del.  
 ssp. *krussiana* (Benth.) Brenan  
*A. rehmannaiana* Schinz  
*A. robusta* Burch.  
*A. seyal* Del.  
 var. *seyal* et var. *fistula* (Schweinf.) Oliv.  
*A. sieberiana*  
 var. *woodii* (Burt Davy) Keay & Brenan  
*A. tortilis* (Forsk.) Hayne  
 ssp. *heteracantha* (Burch.) Brenan  
*A. tortilis* (Forsk.) Hayne  
 ssp. *raddiana* (Savi) Brenan var. *raddiana*

GLOMERULES PANICULES

EPIS PLUS OU MOINS LONGS OU GRAPPES SPICIFORMES SOLITAIRES OU GRAPPES RACEMEUX

GLOMERULES SOLITAIRES OU FASCICULES

EPINES STIPULAIRES : GUMMIFERAE

TABLEAU I

Dans la conception de BENTHAM (1875) la prééminence est donnée au critère « appareil végétatif » (Vulgares, Gummiferae). Ce mode de classement est repris notamment par HARVEY et SONDER (1894), THONNER (1915), CHEVALIER (1928), ROBERTY (1948), AUBREVILLE (1950), GILBERT et BOUTIQUE (1952). Par contre le critère « inflorescence » prévaut notamment dans les classifications de OLIVER (1871), BAKER (1926—1930), HUTCHINSON et DALZIEL (1927/28 et 1958), BURTT DAVY (1932), AUBREVILLE (1933), NEWMAN (1933), ANDREWS (1952), EXELL et MENDONÇA (1956), BRENNAN (1959), DALE et GREENWAY (1961), WHITE (1962). Si le caractère « inflorescence » intervient en premier lieu dans la classification, le caractère « spinescence » lui succède et inversement.

## CRITÈRES UTILISÉS.

### A. Graine<sup>2</sup>

1. Critères quantitatifs. Ils permettent d'apprécier :

a. les proportions générales de la graine (rapport longueur moyenne / largeur moyenne, soit  $Lgm / lgm$ ),

b. l'aplatissement relatif de la graine, c'est à dire les proportions de la section de celle-ci (rapport largeur moyenne / épaisseur moyenne, soit  $lgm / Egm$ ),

c. l'importance relative de l'écusson<sup>3</sup>, qui constitue une aire présente sur chaque face de la graine et limitée par un sillon le plus souvent en U ou parfois fermé du côté hilaire (rapport longueur moyenne de l'écusson / longueur moyenne de la graine soit  $Lecm / Lgm$ ),

d. l'importance du hile par rapport à la trace raphéale (rapport longueur moyenne du hile / longueur moyenne de la trace raphéale soit  $Lhm / Lrm$ ),

e. l'importance relative de l'épaisseur des téguments (rapport longueur moyenne de la graine / épaisseur moyenne des téguments soit  $Lgm / Etm$ ).

Pour rendre compte rapidement de la forme de la graine (proportions générales et proportions de la section), des catégories de graines ont été créées. En voici les définitions :

- graines à tendance subcirculaire à elliptique large ( $Lgm/lgm = 0,90-1,25$ )
  - épaisses ( $lgm/Egm = 1,00-2,00$ ) : type I;
  - moyennement épaisses ( $lgm/Egm = 2,05-3,05$ ) : type II;
  - plates ( $lgm/Egm = 3,10-4,10$ ) : type III;
  - très plates ( $lgm/Egm = 4,15-5,15$ ) : type IV;
- graines à tendance elliptique ( $Lgm/lgm = 1,30-1,65$ )
  - épaisses ( $lgm/Egm = 1,00-2,00$ ) : type Ia;

2 Nous renvoyons pour plus de précisions à un précédent article sur les graines d'acacias (VASSAL 1963).

3 « aréole » de BRENNAN.

- moyennement épaisses ( $l_{gm}/E_{gm} = 2,05-3,05$ ) : type IIa;
- plates ( $l_{gm}/E_{gm} = 3,10-4,10$ ) : type IIIa;
- graines à tendance elliptique étroite à oblongue ( $L_{gm}/l_{gm} = 1,70-2,05$ )
  - moyennement épaisses ( $l_{gm}/E_{gm} = 2,05-3,05$ ) : type IIb.

## 2 Critères qualitatifs

### a. Funicule

— épaisseur moyenne du funicule inférieure ou égale au 1/25 environ de la longueur moyenne de la graine. En général funicule d'abord orienté vers le bord opposé au bord raphéal, dimensions de la section du funicule au contact du hile subégale à faiblement supérieure à celle du hile : t y p e A

A1 : funicule filiforme, fragile, d'épaisseur subégale sur toute sa longueur<sup>4</sup>;

A2 : funicule filiforme moins fragile, plus ou moins renflé au niveau du hile;

A2a : funicule faiblement renflé au niveau du hile (épaisseur moyenne au niveau du hile inférieure à 2 fois l'épaisseur moyenne minimale du funicule);

A2b : funicule nettement renflé au niveau du hile (épaisseur moyenne au niveau du hile 2 à 3 fois supérieure à l'épaisseur moyenne minimale du funicule).

— épaisseur moyenne du funicule supérieure au 1/25 environ de la longueur moyenne de la graine (le plus souvent de l'ordre de 1/10 à 1/20): types B, C.

dimensions de la section du funicule au contact du hile faiblement supérieures à celles du hile; funicule d'abord orienté vers le bord opposé au bord raphéal et ne formant pas de pli court (mais plutôt un pli lâche) près de l'insertion hilaire : t y p e B.

B1 : funicule d'épaisseur subégale sur toute sa longueur;

B2 : funicule faiblement renflé au niveau du hile (épaisseur moyenne au niveau du hile inférieure à égale à 2 fois l'épaisseur moyenne minimale du funicule).

dimensions de la section du funicule au contact du hile nettement supérieures à celles du hile (étalement de part et d'autre de celui-ci); funicule s'orientant vers le bord raphéal après un pli court près de l'insertion hilaire, et d'épaisseur subégale sur toute sa longueur : t y p e C.

C1 : funicule retourné en crosse au contact du hile ;

C2 : funicule analogue à C1 mais présentant un court prolongement vers le bord opposé au bord raphéal.

### b. Albumen<sup>5</sup>.

4 Il n'est pas tenu compte de l'élargissement possible du funicule à proximité du placenta.

5 — cf. VASSAL (1968).

L'albume est de type vitreux; son épaisseur varie de 1/40 à moins de 1/20 de mm. Il est généralement situé sur les flancs de la graine.

## B. Plantule et jeune arbre<sup>6</sup>

### 1. Critères quantitatifs

- a. nombre de paires de folioles de la 1ère feuille;
- b. nombre de nervures des stipules.

### 2. Critères qualitatifs

- a. morphologie du collet (absence ou présence d'une crête ou d'un épaississement annulaire à son niveau);
- b. présence ou absence de pétiole cotylédonaire;
- c. modes de succession foliaire (ceux-ci concernent les types de feuilles primordiales):  
Mode 1A: 3 premières feuilles pennées, 4ème feuille parfois pennée.  
Mode 1B: 2 premières feuilles pennées, 3ème feuille bipennée.  
Mode 2 : 1ère feuille pennée, 2ème—3ème feuilles bipennées.  
Mode 3 : 1ère, 2ème, 3ème feuilles bipennées.

NOTA. Les modes 1A, 1B et 2 sont complémentaires. En effet, une même espèce peut être caractérisée par deux modes (1A, 1B ou 1B, 2), parfois même par les trois à la fois, mais l'un d'entre eux est alors minoritaire. Cette complémentarité des modes de succession foliaire apparaît bien dans le groupe des Gummiferae (voir plus loin). Le mode 3 est par contre plus nettement isolé des précédents. Nous n'avons pas observé d'espèces où les modes 2 et 3 sont également représentés. Aussi accordons-nous une place systématique à part aux espèces où se manifeste ce mode de succession foliaire.

### d. types d'aiguillons (formations épidermiques):

- aiguillons épars;
- 2 aiguillons infrastipulaires (près de l'insertion des stipules);
- 1 aiguillon « infrapétiolaire » associé aux 2 aiguillons infrastipulaires ;
- e. stade d'apparition de la spinescence stipulaire;
- f. présence ou absence de stipelles aux insertions des pennes des feuilles bipennées;
- g. présence ou absence de glandes foliaires sur le jeune arbre;
- h. relief des nervures à la face inférieure des folioles.

## GRANDES SUBDIVISIONS PROPOSÉES A PARTIR DE CES CRITÈRES

### A

Mode de succession foliaire 3 [1ère feuille bipennée à (1) 2—3 paires de pennes].

6 — cf. VASSAL (1969).

Aiguillons épars; stipules non épineuses plurinerves dès le stade 1ère feuille, ou au plus tard, au stade 3ème feuille.

Funicule B1.

Collet nul à faiblement saillant.

Pétiole cotylédonaire nul ou moyen; graines de types II, IIa, IV; longueur moyenne du hile / longueur moyenne de la trace raphéale = 1,6—2; longueur moyenne de la graine / épaisseur moyenne des téguments = 40—60; absence d'albumen et de stipelles.

1. Pétiole cotylédonaire de longueur moyenne.

Graine de type IV.

Stipules plurinervées dès le stade 1ère feuille.

Écusson égalant environ le quart de la longueur de la graine; 2 premières feuilles généralement à 2 paires de pennes; glande pétiolaire massive, plus haute que large, plus précoce que les glandes du rachis

. . . . . *A. ataxacantha*

2. Pétiole cotylédonaire nul à subnul.

Graines de types II, IIa.

Stipules 1—3 nervées au stade première feuille puis plurinervées.

Longueur moyenne de l'écusson / longueur moyenne de la graine = 0,35—0,70; 2 premières feuilles généralement à 3 paires de pennes; glande pétiolaire à allure de pézize, plus tardive que les glandes du rachis

. . . . . *A. brevispica* ssp. *dregeana*  
ssp. *brevispica*  
*A. kamerunensis*

## B

Mode de succession foliaire 3 [1ère feuille bipennée à 1 (2) paires de pennes].

Spinescence uniquement stipulaire.

Funicule A1.

Collet saillant.

Pétiole cotylédonaire nul à subnul; graine de type Ia; longueur moyenne du hile / longueur moyenne de la trace raphéale = 0,7; longueur moyenne de la graine / épaisseur moyenne des téguments de l'ordre de 36; absence d'albumen et de stipelles; écusson de grande taille (longueur moyenne de l'écusson / longueur moyenne de la graine de l'ordre de 0,85); pas de glande pétiolaire

. . . . . *A. albida*

## C

Modes de succession foliaire (1B), 2.

Aiguillons épars et infrastipulaires; aiguillon infrapétioilaire possible; stipules non épineuses uni à trinervées au stade 1ère feuille puis uninervées.

Funicules C1 et C2.

Collet généralement saillant ou repérable au net élargissement de l'hypocotyle par rapport à la radicule.

Pétiole cotylédonaire bien développé ; graines de types III et IV ; longueur moyenne du hile / longueur moyenne de la trace raphéale = 1,3—3,4 ; longueur moyenne de la graine / épaisseur moyenne des téguments = 25 à 60 ; écusson petit à moyen (longueur moyenne de l'écusson / longueur moyenne de la graine = 0,20—0,55) ; albumen absent ; stipelles rares (présentes chez *A. caffra*) ; glande pétiolaire présente ou non sur les jeunes plantules.

1. Hile de longueur moyenne 2—3,4 fois plus grande que celle de la trace raphéale.

Aiguillons épars rares.

Glandes possibles sur le rachis II de la feuille bipennée ou le rachis I de la feuille pennée.

+ Stipules uninervées dès le stade première feuille.

× Aiguillon infrapétiolaire absent.

Nervures II parfois légèrement saillantes à la face inférieure des folioles.

Première feuille à 7—12 paires de folioles. . . . *A. galpinii*

× Aiguillon infrapétiolaire possible mais rare.

Nervures II et III pour une part légèrement saillantes à la face inférieure des folioles.

Première feuille à 3—5 paires de folioles.

. . . . . *A. laeta*, *A. nigrescens*

+ Stipules bi à trinervées au stade 1ère feuille puis peu à peu uninervées (après le stade 5ème feuille environ) ou uninervées dès le stade 1ère feuille.

Aiguillon infrapétiolaire toujours présent.

Nervures II parfois légèrement saillantes à la face inférieure des folioles.

Première feuille à 5—7 paires de folioles. . . . *A. senegal*

2. Hile de longueur moyenne 1,3—1,5 fois plus grande que celle de la trace raphéale.

Aiguillons épars fréquents.

Glandes absentes sur le rachis II de la feuille bipennée ou sur le rachis I de la feuille pennée.

Stipules bi à trinervées jusqu'au stade 5ème feuille environ, puis uninervées.

Aiguillon infrapétiolaire possible.

Nervures II parfois légèrement saillantes à la face inférieure des folioles.

Première feuille à 6—8(9) paires de folioles.

. . . . . *A. caffra*

. . . . . *A. polyacantha* ssp. *campylacantha*

#### D

Modes de succession foliaire 1A, 1B, 2.

Spinescence uniquement stipulaire.

Funicules A, B, (C1).

Collet saillant ou repérable au net élargissement de l'hypocotyle par rapport à la radicule.

Pétiole cotylédonaire développé ; graines de types divers ; glandes pétiolaires non visibles sur les jeunes Acacias.

Devant la difficulté de classer « linéairement » les espèces de ce groupe, celles-ci ont été associées dans un tableau où interviennent les principaux caractères distinctifs (tableau 2). Ce tableau est subdivisé verticalement en deux parties d'après l'importance relative de l'écusson séminal. De bas en haut les espèces sont globalement classées dans l'ordre d'importance croissante de la longueur du hile par rapport à celle de la trace raphéale. Des subdivisions ou indications symboliques ont trait aux caractères :

- mode de succession foliaire,
- précocité de la spinescence stipulaire,
- épaisseur relative des téguments de la graine,
- présence d'albumen et de stipelles.

Après chaque nom d'espèce est précisé

- le type de graine (I, II etc. . .),
- le type de funicule (A, B, C).

#### Remarques relatives à ce tableau

Il apparaît une corrélation globale entre les caractères « importance de la longueur du hile par rapport à la longueur de la trace raphéale » et « épaisseur relative des téguments de la graine ».

Le « type de graine » est sensiblement en corrélation avec les deux caractères évoqués. Ainsi, dans l'ensemble des espèces à écusson relativement grand, les espèces de type II succèdent globalement, de bas en haut, aux espèces de type I. De même au sein des espèces à écusson relativement court, le type de graine I est remplacé, de bas en haut, par les types III et IV.

La spinescence se manifeste plus tardivement chez les espèces à écusson de petite taille (à l'exception d'*A. giraffae*, à spinescence, au contraire, très précoce).

Les types de funicules et les modes de succession foliaire sont variables.

## SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LES ESPÈCES ETUDIÉES

### Subdivision A.

Cette subdivision regroupe des espèces classées par BENTHAM dans les Vulgares et que l'on peut qualifier de « Monacanthae » car elles n'ont qu'un seul type d'aiguillons (épars).

Il faut dissocier *A. ataxantha* du « groupe » *pennata* (*A. brevispica* ; *A. kamerunensis*). La distinction établie plus haut d'après les caractères séminologiques et ontogéniques est corroborée par les différences entre les types



| L. ECUSSON = 0,3 - 0,5 Lgm                 | L. ECUSSON = 0,6 - 0,9 Lgm                 |
|--|--|
| <p>↑<br/>E H I L E<br/>= 2 TR.</p>         | <p>↑<br/>E H I L E<br/>= 14-16 TR.</p>     |
| <p>↑<br/>E H I L E<br/>= 0,9 - 1,2 TR.</p> | <p>↑<br/>E H I L E<br/>= 0,3 - 0,6 TR.</p> |
| <p>↑<br/>E H I L E<br/>= 0,3 - 0,6 TR.</p> | <p>↑<br/>E H I L E<br/>= 0,3 - 0,6 TR.</p> |
| <p>↑<br/>E H I L E<br/>= 0,3 - 0,6 TR.</p> | <p>↑<br/>E H I L E<br/>= 0,3 - 0,6 TR.</p> |
| <p>↑<br/>E H I L E<br/>= 0,3 - 0,6 TR.</p> | <p>↑<br/>E H I L E<br/>= 0,3 - 0,6 TR.</p> |

TABLEAU II

d'inflorescences et les nombres chromosomiques. Ainsi *A. ataxacantha* à inflorescence en épis est polypléide ( $2n = 52-104$ ; réf. N'BOROUK, cité par MIEGE, 1960). *A. brevispica* et *A. kamerunensis* ont des inflorescences glomérulaires; FRAHM LELIVELD (1957) a d'autrepart observé 26 chromosomes dans l'espèce collective « *pennata* ».

Malgré certains points importants de divergence, ces espèces ont les points communs fondamentaux suivants :

- présence d'un seul type d'aiguillons (aiguillons épars),
- mode de succession foliaire 3,
- collet nul à faiblement marqué,
- gousses droites, relativement larges, non constrictées, déhiscentes,
- appareil végétatif fréquemment lianescent.

*A. ataxacantha* peut être considéré comme le type d'un groupe qui pourrait éventuellement englober les diverses espèces classées par BENTHAM dans les Ataxacanthae (subdivision de la sous-série Gerontogaeae Spiciflorae, au sein des Vulgares). Ceci reste à vérifier.

Les *A. brevispica* et *kamerunensis* sont à rattacher à un autre groupe qui pourrait porter le nom de « Pennatae ».

*A. ataxacantha* et les Acacias Pennatae se situent vraisemblablement à un niveau évolutif analogue dans deux lignées néanmoins distinctes.

## S u b d i v i s i o n B

La seule espèce *albida* figure dans cette subdivision. Elle présente l'originalité d'associer les caractères :

- spinescence stipulaire,
- mode de succession foliaire 3,
- cotylédons sessiles,
- diploïdie,

---

### L e g e n d e d u T a b l e a u I I S y m b o l e s u t i l i s é s

Modes de succession foliaire : noms en italique (cf. *A. farnesiana* . . .) = modes 1A—1B ou 1B dominants ; noms en script (cf. *A. rehmanniana* . . .) = modes 1B—2 dominants ; noms en gothique IBM (cf. *A. dolichocephala* . . .) = mode 2 dominant.

Épaisseur relative des téguments de la graine : noms soulignés d'un trait = téguments épais ( $Lgm/Etm < 20$ ) ; noms soulignés de tirets = téguments moyennement épais ( $Lgm/Etm = 20-35$ ) ; noms soulignés de pointillés = téguments minces ( $Lgm/Etm > 35$ ).

Les types de graines (I, Ia, Ib, . . .) et de funicules (A1, A2a, A2b . . .) sont indiqués à la suite des noms d'espèces.

Présence d'albumen : signe + ; présence de stipelles : signe \*.

A b r é v i a t i o n s : T. R. = trace raphéale.

Erratum: après *A. giraffae* lire Ia, A1.

pollen de type « Ingeae » (GUINET, 1964),  
étamines légèrement connées à la base.

Cette espèce doit donc être considérée à part<sup>7</sup>. Pour cette raison, il paraît nécessaire de réhabiliter le genre *Faidherbia* créé par CHEVALIER en 1934 (cf. VASSAL 1967). GUINET parvient à la même conclusion par l'étude du pollen.

#### Subdivision C

Cette subdivision que l'on peut appeler « Vulgares à épis » (*A. ataxacantha* exclu), ou mieux, « Polyacanthae », a vraisemblablement une valeur naturelle. Les gousses sont droites, généralement non constrictées, et déhiscentes. Ce groupe est caractérisé par la tendance « fleurs jaunes ou jaunâtres » et « diploïdie » (ATCHISON 1948 ; LESCANNE<sup>8</sup>). Toutefois *A. galpinii* se distingue nettement par ses fleurs rougeâtres et la présence de 40 chromosomes (LESCANNE) ; *A. laeta* est d'autre part polyploïde ( $2n = 52$  ; réf. ATCHISON 1948).

#### Subdivision D

Ce groupe correspond globalement aux Gummiferae de BENTHAM (*A. albidia* exclu). A l'exception d'*A. lahai* (à longs épis) et *A. dolichocephala* (épis courts ou glomérules ellipsoïdes), les espèces ont des fleurs groupées en glomérules sphériques.

Il s'agit d'un ensemble complexe dans lequel il est difficile de mettre en évidence des groupes nettement distincts ainsi que les relations parentales entre espèces. Néanmoins celles-ci ont vraisemblablement une origine commune. Une même tendance à la polyploïdie s'y manifeste ; les travaux de N. LESCANNE<sup>8</sup> le confirment. D'autre part, du point de vue biochimique, les Gummiferae ont encore des caractères communs, notamment en ce qui concerne les amino-acides des graines (SENEVIRATNE et FOWDEN 1968). Enfin GUINET (1969) y observe une assez grande homogénéité en ce qui concerne les pollens (en exceptant toutefois les *A. giraffae* et *farnesiana*).

La complexité de cet assemblage d'espèces paraît être le résultat d'un « éclatement » en tendances évolutives diverses, et d'une grande hétérogénéité dans le degré d'évolution des différents caractères (séminologiques et ontogéniques notamment), suscitant des « déphasages évolutifs » ; des espèces sont ainsi « en avance » pour certains caractères et « en retard » pour d'autres. Les caractères séminologiques et ontogéniques apparaissent ici d'un grand intérêt pour situer les espèces les unes par rapport aux autres à tel ou tel palier évolutif. Le classement des espèces effectué d'après ces critères dans le tableau 2 constitue un premier pas vers une conception phylétique de la taxonomie du groupe. Si l'on superpose aux caractères séminologiques et ontogéniques des caractères classiques (types de gousses, d'inflorescences etc . . . ),

7 Opinion partagée par J. P. M. BRENAN (communication personnelle).

8 Travaux encore inédits.

il apparaît une corrélation globale entre le caractère « déhiscence ou indéhiscence de la gousse » et l'importance relative du hile et de la trace raphéale (sauf cependant chez *A. tortilis*).

Nous distinguerons ainsi deux groupes principaux d'après ces deux critères.

I. Acacias à gousses indéhiscents ou tardivement déhiscents (valves ligneuses épaisses), à graines disposées sur 1—3 rangs.

Longueur moyenne du hile = 0,3—0,6 de la longueur moyenne de la trace raphéale.

Fleurs en glomérules axillaires solitaires à fasciculés ; graines de type I, Ia (sauf chez *A. kirkii* ssp. *kirkii*) ; téguments séminaux épais (Lgm/Etm < 20).

A. Graines sur 2—3 rangées, irrégulièrement disposées.

Involucelle apical à subapical ; fleurs d'un jaune brillant ; mode de succession foliaire 1B dominant ; funicule A1.

1. Gousse large (1/3 longueur environ) ;  
nervation foliolaire I, II, III saillante ;  
spinescence très précoce (fréquemment dès le stade 1ère feuille) ;  
écusson relativement petit (Lecm = 0,5 Lgm) ;  
albumen absent ;  
espèce myrmécophile. . . . . *A. giraffae*

2. Gousse moyennement large (1/4—1/5 longueur environ) ;  
nervation foliolaire I (II) saillante ;  
spinescence apparaissant entre les stades 3ème—10ème feuilles ;  
écusson relativement grand (Lecm = 0,9 Lgm environ) ;  
albumen présent ;  
espèce non myrmécophile. . . . . *A. farnesiana*

B. Graines disposées sur un rang.

1. Involucelle apical à subapical ;  
modes de succession foliaire 1A—1B dominants ;  
fleurs jaunes blanchâtres.  
Gousse non constrictée ou très faiblement, de largeur moyenne (1/5—1/7 longueur environ) ; graine de type Ia, sans albumen, à funicule B1 ; stipelles absentes ; espèce non myrmécophile.  
. . . . . *A. sieberana* var. *woodii*

2. Involucelle médian ou situé dans la moitié inférieure du pédoncule ;  
mode de succession foliaire 2 dominant.  
a. Fleurs jaunes blanchâtres à jaunes ;  
graines de type I, sans albumen ;  
espèces myrmécophiles.

+ Fleurs nettement jaunes ;  
stipelles présentes ;  
gousse plus ou moins constrictée, étroite à moyennement large (1/5—1/10 longueur environ) ;  
funicule A2a . . . . . *A. nilotica* ssp. *adstringens*  
*A. nilotica* ssp. *kraussiana*

+ Fleurs jaunes blanchâtres ;  
stipelles absentes ;  
gousse non constrictée moyennement large (1/4—1/5 longueur environ) ;  
funicule B2. . . . . *A. hebeclada*

b. Fleurs rougeâtres ;  
graine de type IIa. albuminée ;  
espèce non myrmécophile.  
Stipelles présentes ; gousse constrictée moyennement large (1/4—1/6 longueur environ) ; funicule A2b.  
. . . . . *A. kirkii* ssp. *kirkii*

II. Acacias à gosses déhiscentes (valves coriaces peu épaisses) à graines disposées sur un rang ;  
longueur moyenne du hile = 0,9—1,2 de la longueur moyenne de la trace raphéale (sauf chez *A. tortilis*).

A. Fleurs jaunes à jaunes orangées ;  
mode de succession foliaire 2 dominant.

1. Involucelle médian ou situé dans la moitié inférieure du pédoncule ; téguments séminaux moyennement épais (Lgm/Etm = 21—27).

a. Fleurs d'un jaune vif disposées en glomérules axillaires fasciculés parfois terminaux (légèrement paniculés chez *A. karroo*) ;  
gosses falciformes étroites à très étroites (1/10—1/20 longueur environ) ;  
écusson relativement grand (Lecm/Lgm = 0,65—0,75) ;  
funicule A2a ;  
graines de types Ia, IIa, IIb ;  
stipelles présentes.

+ Spinescence tardive (après stade 10ème feuille) ;  
présence d'albumen.

● surface sous-corticale poudreuse après disparition de l'écorce ;  
graine de type Ia (mais ici proportions générales voisines cependant du type IIa) ;  
myrmécophilie possible (var. *fistula*).

. . . . . *A. seyal* var. *seyal*  
var. *fistula*

- surface sous-corticale non poudreuse après disparition de l'écorce ;  
graine de type IIb ;  
espèce non myrmécophile.

. . . . . *A. hockii*

- + Spinescence apparaissant, en moyenne, entre les 3ème et 10ème feuilles ;  
albumen absent ;  
graine de type IIa ;  
espèce myrmécophile ;  
surface sous-corticale non poudreuse après disparition de l'écorce. . . . . *A. karroo*

- b. Fleurs jaunes à jaunes orangées en glomérules paniculés ;  
gousse droite moyennement large (1/5—1/8 longueur environ) ;  
écusson relativement petit (Lecm/Lgm voisin de 0,5) ;  
funicule B2 ;  
graines de type IV ;  
stipelles absentes.

Spinescence tardive (après stade 10ème feuille) ; albumen absent . . . . . *A. macrothyrsa*

2. Involucelle apical à subapical<sup>9</sup> ;

- téguments séminaux épais (Lgm/Etm voisin de 15) ;  
fleurs jaunes en glomérules ellipsoïdes fasciculés.

Gousse droite à très légèrement falciforme, moyennement large (1/4—1/5 longueur environ), sans constriction nettes ;  
écusson relativement petit (Lecm/Lgm voisin de 0,5) ;  
funicule B2 ;  
graine de type Ia ;  
stipelles présentes ;  
spinescence tardive (après stade 10ème feuille) ;  
présence d'albumen.

. . . . . *A. dolichocephala*

B. Fleurs rougeâtres ;

mode de succession foliaire 1B dominant.

Involucelle situé dans la moitié inférieure du pédoncule ;  
téguments séminaux épais (Lgm/Etm voisin de 15) ;  
fleurs en glomérules axillaires fasciculés ;  
gousse droite à faiblement falciforme moyennement large (1/5—1/6 longueur environ) ;  
funicule B1 ;  
graine de type Ia ;  
écusson relativement grand (Lecm/Lgm voisin de 0,8) ;  
stipelles absentes ;  
spinescence apparaissant entre les 3ème et 10ème feuilles environ ;  
albumen absent. . . . . *A. abyssinica* ssp. *calophylla*

C. Fleurs blanchâtres ;

modes de succession foliaire 1A, 1B, 2.

<sup>9</sup> Cet involucelle est très rapidement caduc. L'inflorescence étant souvent lâche, cet involucelle est visible près des fleurs proximales légèrement détachées de l'inflorescence principale (renseignement aimablement communiqué par J. P. M. BRENNAN).

Involucelle médian ou situé dans la moitié inférieure du pédoncule.

1. Fleurs en épis axillaires solitaires ou fasciculés.

Téguments séminaux moyennement épais (Lgm/Etm voisin de 21); gousse droite à faiblement falciforme, large (1/3 longueur environ), non constrictée ou faiblement constrictée; funicule B1; graine de type IIIa; écusson relativement court (Lecm/Lgm voisin de 0,3); stipelles présentes; spinescence tardive (au delà du stade 10ème feuille); albumen présent. . . . . *A. labai*

2. Fleurs en glomérules axillaires fasciculés.

a. Gousses larges à moyennement larges (1/3—1/5 longueur environ), parfois étroites chez *A. robusta* (largeur atteignant 1/10 de la longueur environ), droites à légèrement falciformes, non constrictées.

+ Téguments séminaux épais (Lgm/Etm voisin de 12); modes de succession foliaire 1B, 2 dominants.

Graine de type II; funicule B1; stipelles absentes; apparition de la spinescence stipulaire entre les 3ème et 10ème feuilles; albumen absent.

. . . . . *A. rehmanniana*

+ Téguments séminaux moyennement épais (Lgm/Etm = 22—33)

● modes de succession foliaire 1A, 1B dominants;  
graine de type II;  
funicule B2;  
stipelles présentes;  
spinescence stipulaire apparaissant entre les 3ème et 10ème feuilles.

Absence d'albumen. . . . . *A. robusta*

● mode de succession foliaire 2 dominant;  
graine de type III;  
funicule C1;  
stipelles absentes;  
spinescence stipulaire tardive (au delà du stade 10ème feuille).

Absence d'albumen. *A. luederitzii* var. *retinens*

b. Gousses étroites (largeur = 1/8—1/15 environ de la longueur)

+ Gousse spiralée constrictée;  
téguments séminaux épais (Lgm/Etm = 13—16);  
graines de types I, Ia.

Mode de succession foliaire 2 dominant; funicules A2a, A2b; absence de stipelles; spinescence stipulaire apparaissant entre les stades 3ème et 10ème feuilles; albumen présent. . . . . *A. tortilis* ssp. *heteracantha*

ssp. *raddiana*

- + Gousses falciformes non ou faiblement constrictées ;  
téguments séminaux minces (Lgm/Etm = 42—44) ;  
graines de type IIb.

Funicules A2a, A2b ; spinescence stipulaire apparaissant entre les stades 3ème et 10ème feuilles ; albumen absent.

- mode de succession foliaire 2 dominant ;  
stipelles présentes. . . . *A. drepanolobium*
- modes de succession foliaires 1 B, 2 dominants ;  
stipelles absentes. . . *A. gerrardii* var. *gerrardii*

## Remarques sur les subdivisions des Gummiferae

A. Deux grandes subdivisions apparaissent parmi les Acacias à fleurs jaunes, jaunes orangées ou jaunes blanchâtres.

1. Acacias à gousses indéhiscentes ou tardivement déhiscentes.

Les espèces *giraffae* et *farnesiana* ont d'incontestables affinités. Aux caractères communs cités plus haut il faut ajouter une identité de type pollinique : les pollens ont 4 sillons libres ou soudés à leur extrémité et diffèrent en cela de ceux des autres Gummiferae (GUINET 1969). Ces deux espèces se rattachent vraisemblablement à un rameau phylétique commun. Rappelons que *A. farnesiana* est dissocié des Acacias par certains auteurs et rattaché au genre *Vachellia* W. & A. (= *Farnesia* GASP. = *Aldina* E. MEY.), en raison essentiellement de la structure de la gousse. Le genre *Vachellia* auquel il conviendrait logiquement d'adjoindre *A. giraffae*, pourrait donc être encore défini par des caractères polliniques particuliers<sup>10</sup>. Les caractères séminologiques et ontogéniques de ces deux espèces ne les dissocient pas des autres Acacias Gummiferae avec lesquels il est possible de les mettre en continuité. A notre point de vue, ces deux espèces illustrent un aspect de la diversification du groupe des Gummiferae dans lequel une place à part doit leur être réservée.

Les *A. sieberana*, *hebeclada*, *nilotica* ont des affinités avec *A. farnesiana* (types de graines, importance relative du hile et de la trace raphéale, épaisseur relative des téguments . . .). Notons que *A. nilotica* et *A. farnesiana* d'une part, *A. sieberana* et *A. hebeclada* d'autre part peuvent être rapprochés deux à deux par la couleur analogue de leurs fleurs et leurs types de funicules très voisins. *A. nilotica* et *A. hebeclada* sont vraisemblablement à un niveau évolutif distinct de celui des *A. farnesiana* et *sieberana* du fait des différences dans les modes de succession foliaire et la position de l'involucelle.

<sup>10</sup> Malgré les particularités du type pollinique, GUINET maintient ces espèces parmi les Acacias.



## 2. Acacias à gousses déhiscentes

Les *A. hockii*, *seyal* et *karroo* ont d'incontestables parentés et doivent être rattachés à un même rameau évolutif. En raison de la couleur des fleurs et de la myrmécophilie possible, ce groupe pourrait être mis en relation phylétique avec certains Acacias à gousses indéhiscentes.

*A. dolichocephala* pose des problèmes au taxonomiste en raison notamment de la forme ellipsoïde de ses inflorescences. Par le type de graine, l'épaisseur des téguments séminaux, l'importance relative du hile et de la trace raphéale, la couleur des fleurs, la position de l'involucelle, cette espèce se rapproche des *A. giraffae*, *farnesiana* etc . . . , c'est à dire globalement des espèces regroupées dans la partie inférieure du tableau 2. Nous verrons plus loin que cette espèce, à certains points de vue, peut être mise en parallèle avec *A. lahai*.

*A. macrothyrsa* est difficile à rattacher aux autres Gummiferae en raison de l'originalité de ses graines, de ses folioles (grandes, les proximales souvent non chlorophylliennes à l'extrémité), la couleur jaune orangée des fleurs, et surtout le groupement en panicules des glomérules floraux. Il occupe une place particulière et isolée parmi les Gummiferae.

B. Les Acacias à fleurs blanches qui ont ici des gousses déhiscentes peuvent être subdivisés en 2 groupes.

1. Acacias à gousses larges non constrictées ou très faiblement constrictées, généralement droites et funicules B1, B2 (C1)

Les *A. rehmanniana* et *robusta* peuvent être encore rapprochés par un certain nombre de caractères :

- types de graines identiques,
- funicules analogues,
- importance relative du hile et de la trace raphéale voisine,
- glandes foliaires possibles sur le rachis des premières feuilles pennées ou sur les pennes des premières feuilles bipennées,
- modes de succession foliaire complémentaires.

*A. lahai* et *A. luederitzii*, malgré certains points communs (épaisseur moyenne des téguments séminaux, types de graines III, IIIa, mode de succession foliaire 2, hile plus long que la trace raphéale, spinescence tardive), doivent néanmoins se rattacher à deux voies évolutives différentes car ils se distinguent nettement par les caractères « type d'inflorescence », « présence ou absence d'albumen et de stipelles » et « type de funicule ». *A. lahai* peut à certains points de vue être mis en parallèle avec *A. dolichocephala* bien que les lignées phylétiques de ces deux espèces ainsi que les niveaux évolutifs soient certainement différents : toutes deux ont une spinescence tardive, un même mode de succession foliaire, des gousses relativement larges et déhiscentes, des graines albuminées et des stipelles. Mais *A. lahai* est au « stade » inflorescence en épi, *A. dolichocephala* à un stade intermédiaire entre l'inflorescence en glomérule et l'inflorescence en épi.

## 2. Acacias à gousses étroites et constrictées, falciformes à spiralées, et graines à funicules A2, A2b

Il faut dissocier ici *A. tortilis* (à gousses spiralées, graines de types I, Ia, hile court par rapport à la trace raphéale, téguments relativement épais, albumen présent) des *A. drepanolobium* et *gerrardii* (gousses falciformes, graines de type IIB, hile long par rapport à la trace raphéale, téguments séminaux relativement minces, absence d'albumen).

*A. robusta* peut se situer à la charnière entre ces deux groupes par la forme variable de ses gousses. Il est plus proche néanmoins du groupe à gousses larges en raison de son type de funicule. Toutefois *A. robusta* et *A. gerrardii* ont tous deux des glandes foliaires sur le rachis I de la première feuille pennée et le rachis II de la feuille bipennée.

C. Les *A. abyssinica* et *kirkii* sont originaux par la couleur rougeâtre de leurs fleurs.

*A. kirkii*, par les caractères « hile court par rapport à la trace raphéale » et « gousse indéhiscente », s'apparente aux Acacias à fleurs jaunes ou jaunâtres et gousses indéhiscentes à tardivement déhiscentes. Par la présence conjuguée d'albumen et stipelles, le type de graine IIa, le funicule A2b, cette espèce réunit en outre des caractères transitoires entre les *A. seyal*, *hockii*, *karroo* d'une part et les Acacias à fleurs jaunes et à gousses indéhiscentes ou tardivement déhiscentes d'autre part. Rappelons d'ailleurs que *A. kirkii* a la possibilité de s'hybrider avec *A. seyal* (cf. F. T. E. A., 1959).

*A. abyssinica* ssp. *calophylla* s'apparente plutôt aux *A. robusta* et *rehmanniana* en raison des analogies entre funicules, modes de succession foliaire, gousses et types de glandes foliaires (glandes des rachis secondaires des feuilles bipennées).

## CONCLUSION

Les Acacias africains, à la lumière des différentes données actuellement connues, constituent un ensemble hétérogène.

Les « Monacanthae » sont à séparer des « Polyacanthae ». Ces derniers forment un groupe homogène nettement individualisé et dans lequel les subdivisions sont claires.

*A. albida* doit être considéré comme espèce type du genre monospécifique *Faidherbia*.

Les Gummiferae (*A. albida* exclu) forment un ensemble difficilement dissociable car les espèces qui le composent ont des points communs indéniables. Il s'agit vraisemblablement d'un groupe « par enchaînement » dans lequel seul un classement phylétique peut rendre compte des parentés entre espèces.

Certaines affinités existent entre les Acacias des différentes subdivisions proposées. Ainsi, entre les « Monacanthae » et « Polyacanthae » on peut citer notamment les points communs :

gousses larges à moyennement larges, déhiscentes, droites ;  
pollens analogues (GUINET 1969) ;  
présence d'aiguillons.

Les affinités sont plus nettes entre *A. ataxacantha* et les « Polyacanthae » du fait des analogies entre les types d'inflorescence, la couleur des fleurs et le type de graine.

*A. albida*, par quelques caractères de la graine, l'indéhiscence de la gousse, la spinescence stipulaire, a des traits communs avec les Gummiferae. Il dérive vraisemblablement de la même souche que ce groupe.

Par certains caractères, quelques espèces d'Acacias Gummiferae ressemblent aux Acacias « Polyacanthae ». C'est le cas des espèces *luederitzii*, *macrothyrsa*, *lahai* aux graines de types III, IV, funicules C1 (*A. luederitzii*) ou inflorescences blanchâtres en épis (*A. lahai*). Il faut voir là le signe de convergences de formes.

Au total, les grandes subdivisions proposées plus haut à partir des données ontogéniques et séminologiques ne se superposent pas à celles qui découlent des types d'inflorescences. Par contre elles s'accordent globalement avec le système de classification de BENTHAM basé essentiellement sur les caractères de l'appareil végétatif. L'éclatement du groupe des Vulgares paraît néanmoins nécessaire.

Une étude d'un plus grand nombre d'espèces africaines ainsi que des recherches anatomiques devraient apporter des éléments complémentaires susceptibles d'éclairer encore la portée de ces résultats.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWS, F. W. The flowering plants of the Anglo-Egyptian Sudan. Vol. II. Arbroath, Scotland, pp. 129—163 (1952).
- ATCHISON, E. Studies in the Leguminosae. II. Cytogeography of *Acacia* (TOURN.) L. Amer. J. Bot. 35: 651—655 (1948).
- AUBRÉVILLE, A. Les acacias de l'Afrique Occidentale Française. Actes et Comptes-Rendus de l'Association Colonies-Sciences in: Revue Bot. appl. et Agric. trop., 98—99 ; 167—181 (1933).
- — Flore forestière soudano-guinéenne. A. O. F., Cameroun, A. E. F., Paris, 523 p. (1950).
- BAKER, E. G. The Leguminosae of Tropical Africa. Ostend (1926—1930), pp. 777—871.
- BENTHAM, G. Revision of the suborder Mimoseae. Trans. Linn. Soc. London 30: 335—668, pl. LXVI—LXX (1875).
- BRENAN, J. P. M. Leguminosae, subfamily Mimosoideae, in: Flora of Tropical East Africa. 173 p., 23 pl., London (1959).
- — & A. EXELL *Acacia pennata* and its relatives in tropical Africa. Bol. Soc. Brot. 31, sér. 2a; 99—140 (1957).
- BURTT DAVY, J. A manual of the flowering plants and ferns of the Transvaal. Part 2. London (1932), pp. 331—350, fig. 56—60.

- CHEVALIER, A. Révision des acacias du nord, de l'ouest et du centre africain. Rev. bot. appl. agric. colon. 1928: 46—52, 123—130, 197—211.
- DALE, I. R., & P. J. GREENWAY Kenya trees and shrubs. Nairobi (1961).
- DARLINGTON, C. D., & A. P. WYLIE. Chromosome atlas of flowering plants. 2e édition, 538 p., London (1955).
- EXELL, A. W., & F. A. MENDONÇA Conspectus florum angolensis. Vol. II, fasc. 11, Lisboa (1956).
- FRAHM-LELIVELD, J. Observations cytologiques sur quelques Légumineuses tropicales et subtropicales. Rev. cyt. Biol. vég. 18: 273—292 (1957).
- GILBERT, G., & G. BOUTIQUE. Mimosaceae in: Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi — Spermatophytes — vol. III, public. INEAC, pp. 137—235, Bruxelles (1952).
- GUINET, Ph. Données nouvelles sur le rôle de la morphologie du pollen dans la classification du genre *Acacia*. Comptes-Rendus Acad. Sciences, Paris 258: 4823—4825 (1964).
- — Les Mimosées. Etude de palynologie fondamentale, corrélations, évolution. Thèse Université Toulouse, 293 p. Illust. (1969).
- HARVEY, W., & O. W. SONDER Leguminosae, in: Flora Capensis. vol. II, London (1894).
- HUTCHINSON, J., & B. DALZIEL Flora of West Tropical Africa. 2ème édition, vol. I, Mimosaceae, pp. 484—504, London (1958).
- MIÈGE, J. Troisième liste de nombres chromosomiques d'espèces d'Afrique occidentale. Ann. Fac. Sc. Dakar, 5: 252—263 (1960).
- MONOD, Th., & C. SCHMITT. Contribution à l'étude des pseudogalles formicaires chez quelques acacias africains. Bulletin I.F.A.N., 30, sér. A, N°3: 953—1012 (1968).
- NEWMAN, I. V. Studies in the Australian acacias. I. General introduction. II. The life history of *A. baileyana*; part 1: some ecological and vegetative features, spore production and chromosome number. J. Linn. Soc. London 49: 133 à 172 (1933).
- OLIVER, D. Flora of tropical Africa. Vol. II, 613 p., London (1871).
- ROBERTY, G. Les représentants ouest-africains du genre *Acacia* dans les herbiers génois. Candollea 11: 113—174 (1947—1948).
- SENEVIRATNE, A., & L. FOWDEN The amino-acids of the genus *Acacia*. Phytochemistry 7: 1039—1045 (1968).
- THONNER, F. The flowering plants of Africa. An analytical key to the genera of African Phanerogams. Historiae naturalis classica XXVII, 647 p., 150 pl., 1 carte, reprint by J. Cramer, Weinheim (1962).
- VASSAL, J. Intérêt taxonomique de la morphologie des graines dans le genre *Acacia*. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse 98: 341—371, XI pl. (1963).
- — La plantule d'*Acacia albida* DEL. (= *Faidherbia albida* [DEL.] CHEV.). Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse 103: 583—589 (1967).
- — Graines albuminées chez les acacias. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse 104: 317—322 (1968).
- — Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia*. Acacias africains. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse 105: 55—111, 68 fig., XVI phot. (1969).
- WHITE, F. Forest flora of Northern Rhodesia. 454 p., Oxford (1962).
- WIGHT, R., & G. A. W. ARNOTT Prodromus florum peninsulae Indiae orientalis. Vol. I, Mimoseae pp. 267—279, London (1834).